

Riechfähigkeit
und Zahl der Riechsinneselemente
bei der Honigbiene

Inauguraldissertation
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von
Brigitte Dostal
aus Oppeln

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen

Tag der mündlichen Prüfung: 27. November 1957

Dekan: Universitätsprofessor Dr. R. Fleischmann

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Neuhaus

Universitätsprofessor Dr. H. J. Stammer

Sonderdruck aus:

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Bd. 41, S. 179-203 (1958)

RIECHFÄHIGKEIT UND ZAHL DER RIECHSINNESELEMENTE BEI DER HONIGBIENE

Von

BRIGITTE DOSTAL

Mit 11 Textabbildungen

(Eingegangen am 28. April 1958)



Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	179
II. Riechschwellenbestimmung	180
1. Versuchsanordnung und Durchführung der Versuche S. 180. —	
2. Amputation der Antennenglieder S. 180. — 3. Kontrolle der Operationsbedingungen S. 181. — 4. Das Verhalten operierter Honigbienen in Beziehung zur Anzahl der vorhandenen Antennenglieder S. 181. — 5. Ergebnisse bei Verwendung von Nerol R als Duftstoff S. 184.	
III. Morphologische Untersuchungen	187
1. Methode zur quantitativen Darstellung der antennalen Sinnesorgane S. 187. — 2. Die Unterscheidung der Sinnesorgane nach ihrem Bau S. 188. — 3. Die Zahl der Sinnesorgane und ihre Verteilung auf dem Fühler S. 191.	
IV. Beziehungen zwischen der Riechschärfe und der Zahl der Sinnesorgane	193
Zusammenfassung	201
Literatur	202

I. Einleitung

Als Sitz des Geruchssinnes hat man bei den meisten Insekten einwandfrei die Fühler festgestellt (KRAEPELIN 1883, SCHENK 1903, FOREL 1910, K. v. FRISCH 1921, MARSHALL 1935 u. a.). Da der Insektenfühler recht verschiedene Sinnesfähigkeiten besitzt, wurde versucht, für die verschiedenen antennalen Sinnesorgane die entsprechende Funktion zu ergründen. Aber keine der verwendeten Arbeitsmethoden konnte zur endgültigen Lösung dieser Probleme führen. Erst durch die elektrophysiologische Methode bahnte sich ein Umschwung an (SCHNEIDER 1955). — Von großem sinnesphysiologischem Interesse ist ferner die Frage nach der Geruchsleistung der Insekten. Sie wurde vielfach näher untersucht. Bei der Honigbiene bestimmte SCHWARZ (1955) mit Hilfe des Strömungsolfaktometers von NEUHAUS (1953) die Riechschärfe für eine große Zahl von Duftstoffen. Da das Strömungsolfaktometer sehr genaue Reizabstufungen ermöglicht, lag es im Anschluß an die Ergebnisse von SCHWARZ nahe, den Zusammenhang zwischen der Riechschärfe und der Zahl der Geruchsrezeptoren zu ermitteln, indem das Ansteigen der Riechschwelle bei sukzessiver Amputation der Antennenglieder

verfolgt wurde. Ein Vergleich der erhaltenen Schwellenwerte mit der sehr genau festgestellten Häufigkeit der einzelnen Sinnesorgantypen an jedem Fühlerglied kann bei verschiedenartiger Verteilung dieser Organe zu der bisher nicht sicher möglichen Festlegung der Geruchssinneselemente führen und Zusammenhänge zwischen der Zahl dieser Elemente und der Riechschärfe aufdecken. Während die erste Möglichkeit wegen der relativ gleichmäßigen Verteilung der Sinnesorgane nicht zu einem schlüssigen Befund führte, brachte die zweite bemerkenswerte Ergebnisse.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. NEUHAUS, danke ich herzlich für die Anregung zu dieser Arbeit und die fördernde Anteilnahme an ihrem Fortgang, Herrn Prof. Dr. H. J. STAMMER für die Überlassung des Arbeitsplatzes und sein Interesse an diesen Untersuchungen.

II. Riechschwellenbestimmung

1. Versuchsanordnung und Durchführung der Versuche. Die Bienen wurden auf einen bestimmten Duft dressiert, wobei sie frei zu ihrem Stock fliegen konnten (v. FRISCH 1920 u.a.). Die Versuche bauen sich in Anordnung und Durchführung auf den Erfahrungen von SCHWARZ (1955) auf, der das Strömungsolfaktometer von NEUHAUS (1953) verwendete und eine geeignete Duft-Wahlanordnung für Bienen entworfen hat. Für eine genaue Orientierung sei hier auf diese beiden Arbeiten verwiesen. Das Strömungsolfaktometer hat gegenüber den bisher verwendeten Methoden zur Riechschwellenbestimmung (McINDOO 1914, v. FRISCH 1920, GERTZ 1937, FRINGS 1945, RIBBANDS 1955 u.a.) den Vorteil, daß die Duftkonzentration in Molekülen/Kubikzentimeter Luft angegeben werden kann. Diese genauen Mengenangaben eignen sich besonders für vergleichende Untersuchungen und vermitteln ein klareres und schärferes Bild von den Riechschärfen der Tiere und, darauf aufbauend, von den Beziehungen der Duftstoffe mit verschiedener chemischer Struktur zu den Sinnesorganen als bisher.

Die Untersuchungen wurden im Garten der Bayerischen Landesanstalt für Bienenzucht in Erlangen durchgeführt¹.

2. Amputation der Antennenglieder. Die Antennenglieder wurden mit einer feinen Augenschere amputiert, und zwar in Äthernarkose, um die Operation genau kontrollieren zu können.

Die Beeinflussung der Sammlerinnen durch Äther als Narkotikum wurde in Imkerkreisen viel besprochen. Es konnte bereits in einigen Versuchen gezeigt werden (v. FRISCH 1922, RÖSCH-BERGER 1932), daß die Äthernarkose für die Bienen nicht schädlich ist, was in eigenen Versuchen, auf die später eingegangen werden soll, bestätigt wird (S. 181). Für die Amputation war es nicht notwendig, die Bienen bis zur vollständigen Bewegungslosigkeit zu betäuben. Bei etwas

¹ Herrn Dr. F. K. BÖTTCHER danke ich für sein freundliches Entgegenkommen und die Gewährung eines Arbeitsplatzes an der Bayerischen Landesanstalt für Bienenzucht.

Übung gelang es, trotz des Zitterns der betäubten Tiere, eine genaue Anzahl von Antennengliedern mit der Augenschere unter einem Binokular abzuschneiden. Es wurde besonders darauf geachtet, daß die restlichen Fühlerglieder nicht beschädigt wurden und nur ein möglichst kleines Stück des durchschnittenen Gliedes zurückblieb. Die Sensilla basiconica, für welche die Riechfunktion verhältnismäßig sicher angenommen werden kann, befinden sich vorwiegend am distalen Teil eines jeden Gliedes; sie werden bei ungenauer Amputation an dem äußersten zurückbleibenden Glied beschädigt. Die Sammlerinnen wurden nicht individuell gezeichnet, sondern je nach der Zahl der vorhandenen Glieder.

3. Kontrolle der Operationsbedingungen. Nur solche Sammlerinnen wurden gefangen und operiert, die nach dem Wechsel der Futter- und Wasserflaschen den neuen Futterplatz verhältnismäßig sicher herausfanden, an dem zunächst nur Duft und kein Zuckersaft geboten wurde. Von ihnen wurden jeweils nur 3—4 Bienen operiert, die anderen blieben unbehelligt.

Die Konzentration des Zuckerwassers wurde den allgemeinen Trachtverhältnissen angepaßt: hohe Konzentration bei guter, niedrige bei schlechter Tracht. So blieb die Zahl der Sammlerinnen am Versuchsplatz ziemlich gleich.

Der den gezeichneten, amputierten Bienen anhaftende Fremdduft des Farbstoff-Schellack-Gemisches hatte keinen Einfluß, da Kontrolltiere, die ebenso gezeichnet waren, regelmäßig zum Futterplatz zurückkamen.

Inwieweit wirkt sich die Äthernarkose schädlich aus? Auf diese Frage wurde, trotz der Untersuchungen von K. v. FRISCH (1922) und RÖSCH-BERGER (1932) nochmals eingegangen. Zunächst wurde der Äther in verschiedener Menge zur Narkose verwendet. Es spielte jedoch keine Rolle, ob nur so viel Äther gereicht wurde, daß die Bienen unmittelbar nach der Operation erwachten und abflogen oder ob 10—20 min vergingen, ehe sie zu sich kamen.

Ferner wurde das Verhalten von Arbeiterinnen, denen nach vorheriger Narkose mehrere (etwa 6—8) Fühlerglieder abgeschnitten waren, mit dem solcher Bienen verglichen, die nur betäubt wurden.

Versuch 1. Nach Beobachtungen vom 17. 8. 55 und 18. 8. 55 flogen am Tage nach der Operation, also am zweiten Versuchstage, von den 27 Versuchstieren maximal 3 (also 11%) an; von den 21 Kontrolltieren, die nur die Äthernarkose durchgemacht hatten, maximal 15 Tiere (71,4%). Am Abend des dritten Versuchstages wurden sämtliche Versuchs- und Kontrollbienen, die noch an den Futterplatz kamen, abgefangen und gezählt; es ergaben sich 85,7% von den 21 Kontrollbienen und 3,7% (1 Tier) von den 27 operierten Versuchsbienen.

Mit diesem Versuch läßt sich nochmals beweisen (s. S. 180), daß sich die Äthernarkose nicht schädigend auf das Verhalten der Bienen auswirkt.

4. Das Verhalten operierter Honigbienen in Beziehung zur Anzahl der vorhandenen Antennenglieder. KRAEPELIN (1883) wies auf zahlreiche Amputationsversuche hin, die von NEWPORT (1840) und PERRIS (1850) u. a. beschrieben wurden. Derartige Untersuchungen wurden in neuerer Zeit wieder aufgenommen und besonders sorgfältig durchgeführt, da vielleicht von dieser Seite aus die Frage nach der Funktion der einzelnen Sinnesorgane geklärt werden kann. Über die Ergebnisse dieser Arbeiten liegen jedoch sehr unterschiedliche Berichte vor. Auf der einen Seite behauptet man, daß ein Abschneiden der Antennenglieder wohl die Riechschärfe der Bienen verändert, aber keinen anderen Einfluß auf

ihre physiologische Konstitution ausübt (NEWPORT 1840, PERRIS 1850, v. FRISCH 1922, MINNICH 1924, MARSCHALL 1935, FRINGS 1944, RIBBANDS 1955). McINDOO (1914), MELIN (1941) betonen dagegen, daß Fühlergliedoperationen außer der Riechschärfe auch das Wohlbefinden der Sammlerinnen stark schädigen. Aus den bisherigen Arbeiten ist deshalb keine eindeutige Antwort auf die Frage der Beeinflussung der Tiere durch Amputation ihrer Fühlerglieder zu entnehmen. Außerdem sind auch die Begründungen, die für den veränderten Zustand der Tiere angegeben werden, sehr verschieden, so daß weitere Versuche kaum auf den vorläufigen Ergebnissen aufbauen können.

Für das Verhalten von Bienen mit amputierten Antennen ist die Zahl der übriggebliebenen Glieder sehr wichtig, und zwar nimmt die Fluglust auffallend ab bei Bienen, denen eine größere Anzahl von Fühlergliedern fehlt (v. FRISCH 1921 u.a.).

Diese Beobachtung entspricht eigenen Versuchen vom 24. 5. 56 (Versuch 2) und vom 19. 7. 56 (Versuch 3). Je fünf mit Äther narkotisierten Sammlerinnen wurden an jeder Antenne 1, 2, 3, . . . 7, 8 Glieder entfernt. Um die Häufigkeit des Fluges operierter Bienen zu prüfen, wurden einige Stunden später die gezeichneten Sammlerinnen gezählt, die innerhalb von je 10 min — im Laufe einer Stunde — vom Flugloch abflogen.

Versuch 2. Die Versuchsbienen wurden am 23. 5. 56 abends und am 24. 5. 56 früh operiert und entsprechend der Zahl der entfernten Antennenglieder gezeichnet. Versuch 2 ist am 24. 5. 56 zwischen 15⁰⁰ und 16⁰⁰ Uhr bei sonnigem Wetter durchgeführt worden. Die Temperatur betrug 24° C. Die Trachtverhältnisse waren sehr günstig.

Versuch 3. Der gleiche Versuch wurde am 19. 7. 56 bei 21° C und sonnigem Wetter zwischen 15³⁵ und 16³⁵ Uhr, jedoch bei geringer Tracht durchgeführt. Die Versuchstiere wurden am 19. 7. 56 vormittags operiert und gezeichnet. Zu jeder Gruppe von operierten Arbeiterinnen gehörten auch bei Versuch 3 jeweils fünf Bienen.

Abb. 1 zeigt eindeutig, daß tatsächlich die Anzahl der amputierten Antennenglieder die Häufigkeit der Anflüge beeinträchtigt. Die Schwankung dieser Anflüge der Bienen nach Verlust von 1—3 Gliedern an jedem Fühler ist auf die kleine Zahl (5 je Versuchsgruppe) der Versuchstiere zurückzuführen. Fällt zufällig ein Tier aus, so ist die Abweichung bereits beachtlich.

Anschließend an Versuch 3 wurden die fliegenden operierten Bienen am Futterplatz abgefangen und gezählt. Von den Arbeiterinnen mit restlichen 14 riechfähigen Fühlergliedern konnten alle fünf operierten Bienen abgefangen werden, von denen mit 12 riechfähigen Gliedern zwei, von den Bienen mit 10 riechfähigen Gliedern ebenfalls zwei Tiere, bei restlichen 4 und 3 riechfähigen Gliedern an jedem Fühler je ein Tier,

während von den Bienen mit jederseits 6, 7 und 8 abgeschnittenen distalen Antennengliedern keines mehr an den Futterplatz zurückkehrte.

Bei Versuchen an einem Beobachtungsvölkchen (ebenso bei Versuch 2 und Versuch 3) fiel auf, daß die amputierten Bienen bei Darbietung von stärker konzentriertem Zuckerwasser weitaus zahlreicher zurückkehrten. Während eines Versuches wurde nämlich zufällig eine höhere Zuckerkonzentration verwendet als am Tage zuvor, nur um allgemein mehr Bienen anzulocken. Die Versuchsbedingungen blieben sonst völlig gleich. Es liegt nahe, hieraus zu schließen, daß der Flug der Bienen mit amputierten Antennen durch die Trachtverhältnisse beeinflußt wird (Abb. 1.), d.h. durch den mehr oder weniger großen Sammeleifer des ganzen Volkes. Man kann annehmen, daß in dem Maße, wie durch bessere Trachtverhältnisse mehr Bienen aus dem gleichen Volk angelockt werden, auch mehr operierte Tiere den Stock verlassen. Anscheinend sammeln die Arbeiterinnen mit stark amputierten Antennen nach dem Erwachen aus der Narkose nicht sofort von sich aus, sondern halten sich vorwiegend im Stock auf und tragen nur bei starkem allgemeinen Sammeleifer mit ein. Dabei bleibt bei den operierten Bienen die Dressur auf den alten Futterplatz erhalten.

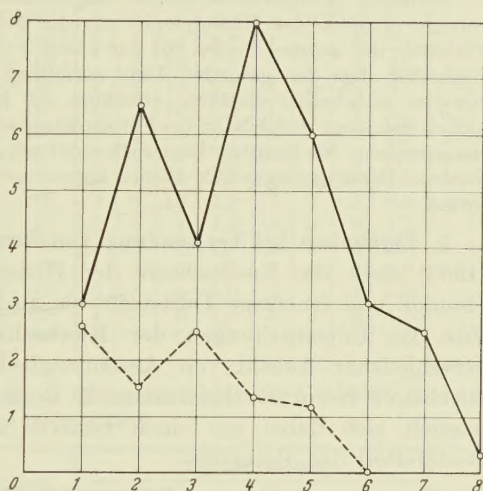


Abb. 1. Zahl der Anflüge pro Stunde in Abhängigkeit von der Zahl der abgeschnittenen Fühlerglieder, beobachtet am Flugloch. Abszisse: Anzahl der abgeschnittenen Glieder je Antenne; Ordinate: durchschnittliche Anflughäufigkeit der operierten Bienen innerhalb einer Stunde; — Flugverhältnisse bei reicher Tracht (24. 5. 56); - - - - - Flugverhältnisse bei geringer Tracht (19. 7. 56)

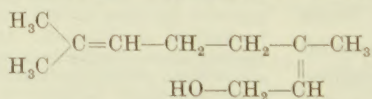
Inwieweit bei stärkerer Amputation die verminderte Flughäufigkeit mit einer geschwächten Flugfähigkeit (McINDOO 1914) oder einer unzureichenden Orientierung infolge des Verlustes der hypothetischen „Luftdruckorgane“ (MELIN 1941) gleichzusetzen ist, kann nicht entschieden werden. Diese Deutungen sind nach den Untersuchungen von HERAN (1956) über die Reaktion des gesamten Bienenfühlers auf mechanische Reize eher abzulehnen. K. v. FRISCH (1921) vermutete, daß die Bienen, sich ohne Fühler und daher ohne Riechfähigkeit im dunklen Stockinnern nicht zurechtfinden. Die Tatsache jedoch, daß auch Bienen nach Verlust von 6 und 7 riechfähigen Gliedern an jeder Antenne nur selten an den Futterplatz zurückkehren, scheint mit dieser Annahme zunächst nicht vereinbar. Ein Teil ihrer Riechorgane ist noch erhalten. Die Tabelle 4 (S. 194) läßt außerdem deutlich werden,

wie gut die Bienen mit 1 und 2 riechfähigen Gliedern an jedem Fühler einen Duftstoff wahrnehmen können. Andererseits können „unkontrollierbare Unterschiede der Operation oder ihrer Folgen“ die Tiere stark schädigen (v. FRISCH 1921, S. 417). Bei Sammlerinnen, denen nur 1—4 Glieder amputiert werden, mag diese mechanische Störung schwächer sein als bei Verlust von 5—7 Gliedern. Diese Deutung erklärt befriedigend das geringe Zurückkehren von Bienen mit zahlreich amputierten Antennengliedern. Wie sehr sich die Bienen trotz der körperlichen Schädigung durch den allgemeinen Sammeleifer anregen lassen, dennoch weiter einzutragen, ist aus der verhältnismäßig kleinen Zahl von Versuchen nicht zu bestimmen.

Während die operierten Bienen langsam aus der Narkose erwachen, tritt ein winziger Tropfen der Hämolymphe aus der Schnittstelle des Fühlers aus. Das Verhalten der meisten Bienen mit nur 1 oder 2 riechfähigen Antennengliedern war gegenüber dem der gesunden Tiere auffallend verschieden. Sie bewegten sich zuweilen unbeholfen vorwärts, streckten die Extremitäten steif von sich und hielten sich lange in der Nähe des Futterplatzes auf, ohne jedoch auf den Zuckersaft anzusprechen. Sie konnten dann auch nicht mit einer Zuckerwasserspür angelockt werden. Derartig reagierende Bienen kamen auch nicht mehr an den Futterplatz zurück.

5. Ergebnisse bei Verwendung von Nerol R als Duftstoff. SCHWARZ (1955) stellt die Riechschärfe der Honigbiene sowohl für zahlreiche blumige und fruchtige Duftstoffe als auch für einige Fettsäuren fest. Für die Untersuchungen der Riechschwellen an Honigbienen mit verschiedener Anzahl von Antennengliedern wurde der synthetische Riechstoff Nerol R (Haarmann & Reimer), $C_{10}H_{18}O$, gebraucht. Es handelt sich dabei um einen höheren aliphatischen Alkohol, einen Bestandteil des Rosenöles.

(Haarmann & Reimer: $D^{22} = 0,8702$; $M = 154,24$)



Mit Absicht wurde ein blumiger Duftstoff gewählt, um die Verhältnisse bei einer für die Bienen gewohnten Duftqualität zu prüfen.

Die Riechschwelle für Nerol R bei normaler Antennengliedzahl beträgt $3,2_3 \cdot 10^9$ Duftmoleküle (zwischen $3,1_9 \cdot 10^9$ und $3,2_8 \cdot 10^9$) je cm^3 Luft. Hat man insgesamt ein Antennenglied amputiert, so liegt die Riechschwelle zwischen $3,2_6 \cdot 10^9$ und $3,4_4 \cdot 10^9$, also bei $3,3_5 \cdot 10^9$ Duftmolekülen/ cm^3 Luft. Bei Bienen mit einem abgeschnittenen Glied an jeder Antenne (insgesamt Verlust von 2 Gliedern) liegt die Riechschwelle für Nerol R bei $3,3_1 \cdot 10^9$ Duftstoffmolekülen je cm^3 Luft (zwischen $3,2_6 \cdot 10^9$ und $3,37 \cdot 10^9$). Die Riechschwelle bei Bienen mit vier abgeschnittenen Gliedern an jeder Antenne beträgt $3,4_8 \cdot 10^9$ Duftmoleküle pro cm^3 Luft (zwischen $3,3_9 \cdot 10^9$ und $3,57 \cdot 10^9$). Bei Bienen mit drei riechfähigen Fühlergliedern (2·5 amputiert) liegt die Riechschwelle bei $3,5_2 \cdot 10^9$ (zwischen $3,4_4 \cdot 10^9$ und $3,5_5 \cdot 10^9$) Duftmolekülen je cm^3 Luft. Sind zwei riechfähige Glieder an jeder Antenne erhalten (2·6 amputiert),

Tabelle 1. *Riechschwelle für Nerol R von Bienen bei Amputation von sechs Gliedern an jedem Fühler*

Proto- koll- Nr.	Datum	Uhr- zeit	Tempe- ratur ° C	Duftstoff- konzent- ration	Besucherzahlen								
					a				b				
					L'	L	D	f	L'	L	D	f	
30	28. 6.	9 ⁵⁰	14,0	2,93 · 10 ¹⁰	1	2	7	4,7	2	1	6	4,0	++
35	28. 6.	15 ³⁰	16,0	1,90 · 10 ¹⁰	1	3	5	2,5	0	2	4	4,0	++
38	29. 6.	10 ⁴⁰	12,5	1,23 · 10 ¹⁰	3	1	6	3,0	1	0	2	4,0	++
1	18. 6.	11 ⁰⁰	15,0	7,24 · 10 ⁹	4	1	9	3,6	3	3	9	3,0	++
15	19. 6.	14 ⁰⁰	19,0	4,37 · 10 ⁹	2	1	4	2,7	1	4	6	2,4	++
12	19. 6.	10 ⁵⁰	16,0	3,92 · 10 ⁹	7	6	16	2,5	2	2	6	3,0	++
3	18. 6.	13 ⁴⁰	17,0	3,77 · 10 ⁹	4	5	10	2,2	4	6	13	2,6	++
9	19. 6.	8 ⁵⁰	15,0	3,71 · 10 ⁹	4	3	10	2,9	1	4	8	3,2	++
19	19. 6.	16 ⁵⁰	18,5	3,65 · 10 ⁹	2	1	4	2,7	2	1	4	2,7	++
17	19. 6.	15 ³⁰	19,0	3,56 · 10 ⁹	2	5	9	2,6	2	1	3	2,0	++
16	19. 6.	14 ⁴⁰	16,0	3,51 · 10 ⁹	2	1	4	2,7	2	2	5	2,5	++
42	3. 7.	16 ⁵⁰	17,0	3,51 · 10 ⁹	3	6	10	2,2	2	2	5	2,5	++
10	19. 6.	9 ⁴⁰	15,5	3,45 · 10 ⁹	3	6	8	1,8	3	4	6	1,7	--
43	3. 7.	18 ⁰⁰	17,0	3,44 · 10 ⁹	1	5	5	1,7	2	4	6	2,0	--
41	3. 7.	15 ⁵⁰	16,5	3,39 · 10 ⁹	1	5	5	1,7	1	4	5	2,0	--
6	18. 6.	15 ⁵⁰	20,0	2,86 · 10 ⁹	5	3	4	1,0	5	1	4	1,3	--
5	18. 6.	15 ¹⁰	17,0	2,18 · 10 ⁹	1	5	5	1,7	5	6	8	1,5	--
11	19. 6.	10 ¹⁵	15,5	1,80 · 10 ⁹	1	5	5	1,7	1	3	3	1,5	--

 Tabelle 2. *Riechschwelle für Nerol R von Bienen bei Amputation von sieben Gliedern an jedem Fühler*

Proto- koll- Nr.	Datum	Uhr- zeit	Tempe- ratur ° C	Duftstoff- konzent- ration	Besucherzahlen								
					a				b				
					L'	L	D	f	L'	L	D	f	
12	8. 7.	14 ⁵⁰	26,5	2,30 · 10 ¹⁰	2	2	8	4,0	1	1	3	3,0	++
9	7. 7.	16 ¹⁵	24,0	1,67 · 10 ¹⁰	5	0	6	2,4	4	1	8	3,2	++
29	13. 7.	14 ¹⁵	25,0	8,06 · 10 ⁹	1	2	4	2,7	2	3	7	2,8	++
15	9. 7.	11 ⁰⁰	23,0	7,80 · 10 ⁹	2	2	5	2,5	2	1	4	2,7	++
37	27. 7.	14 ³⁰	26,0	6,13 · 10 ⁹	4	3	9	2,6	4	2	8	2,7	++
23	10. 7.	11 ¹⁵	20,0	5,28 · 10 ⁹	2	2	5	2,5	1	4	6	2,4	++
17	9. 7.	12 ³⁰	25,0	4,82 · 10 ⁹	2	2	5	2,5	2	1	4	2,7	++
5	7. 7.	10 ²⁰	19,0	4,58 · 10 ⁹	2	3	7	2,8	2	4	8	2,7	++
21	9. 7.	17 ⁰⁰	26,5	4,53 · 10 ⁹	1	1	3	3,0	1	1	3	3,0	++
40	27. 7.	17 ⁵⁰	26,0	4,45 · 10 ⁹	0	2	3	3,0	4	1	6	2,4	++
39	27. 7.	17 ⁰⁰	26,0	4,37 · 10 ⁹	2	2	5	2,5	1	1	3	3,0	++
19	9. 7.	15 ⁴⁰	26,5	4,28 · 10 ⁹	1	2	3	2,5	1	2	4	2,7	++
14	9. 7.	10 ¹⁵	22,0	4,19 · 10 ⁹	2	1	1	0,7	2	1	2	1,3	--
33	26. 7.	10 ⁰⁰	20,5	4,02 · 10 ⁹	2	2	2	1,0	2	2	2	1,0	--
20	9. 7.	16 ²⁰	26,5	3,97 · 10 ⁹	2	1	2	1,3	1	2	3	2,0	±
25	10. 7.	16 ⁰⁰	23,5	3,92 · 10 ⁹	3	1	2	1,0	1	3	3	1,5	--
18	9. 7.	14 ⁴⁵	26,5	2,91 · 10 ⁹	1	3	3	1,5	0	2	1	1,0	--

so beträgt die Riechschwelle $3,4_3 \cdot 10^9$ Duftmoleküle je cm^3 Luft. Sie liegt zwischen $3,5_1 \cdot 10^9$ und $3,4_5 \cdot 10^9$ Duftmolekülen. Die Riechschwelle für Nerol R bei Bienen mit einem riechfähigen Glied an jedem Fühler

(2·7 amputiert) liegt zwischen $4,1_7 \cdot 10^9$ und $4,2_8 \cdot 10^9$, also bei $4,2_4 \cdot 10^9$ Duftmolekülen je cm^3 Luft.

Als Beispiele für die zahlreichen Versuche, die oben knapp zusammengefaßt wurden, zeigen die Tabellen 1 und 2 die Riechreaktionen der Bienen nach Amputation von 2·6 und 2·7 Fühlergliedern. Die übrigen Unterlagen können im Zoologischen Institut der Universität Erlangen eingesehen werden.

Die Riechschwelle für Nerol R bei Bienen mit zwei riechfähigen Gliedern an jeder Antenne beträgt $3,4_8 \cdot 10^9$ Duftmoleküle je cm^3 Luft.

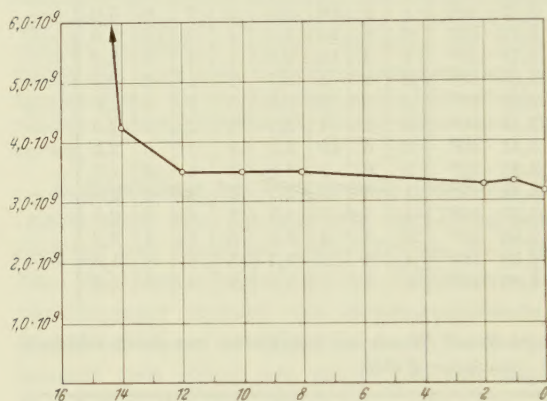


Abb. 2. Ansteigen der Riechschwelle mit Abnahme der riechfähigen Antennenglieder. Abszisse: Anzahl der abgeschnittenen Glieder (dabei sind, vom distalen zum basalen Fühlerende fortschreitend, 15, 13, 11 ... 1 die Glieder des einen Fühlers, 16, 14, 12 ... 2 die des anderen). Ordinate: Höhe der Riechschwelle (Duftmoleküle pro cm^3 Luft)

Sie liegt zwischen $3,5_1 \cdot 10^9$ und $3,4_5 \cdot 10^9$ Duftmolekülen.

Die Riechschwelle für Nerol R bei Bienen mit einem riechfähigen Glied an jedem Fühler liegt zwischen $4,1_9 \cdot 10^9$ und $4,2_8 \cdot 10^9$, also bei $4,2_4 \cdot 10^9$ Duftmolekülen je cm^3 Luft.

Die Form der Tabellen für die Riechschärfen wird von SCHWARZ (1955) übernommen, so daß beim Vergleich der Versuchsdaten der bisher mit dem Olfaktometer von NEUHAUS (1953) geprüften Riechschwellen keine großen Schwierigkeiten entstehen. Unter a

und b sind auch hier die Besucherzahlen für die ersten und zweiten fünf Versuchsminuten angegeben; mit L' wird die Leerstelle bezeichnet, an der zuletzt dressiert wurde, L ist die zweite Leerstelle; in der dritten Spalte D werden die Besucher des Duftplatzes aufgeführt. f bezeichnet die „Besuchsfrequenz“ (SCHWARZ), die sich aus dem Quotienten der Besucherzahl an Duft- und Leerstellen ergibt.

Infolge der zahlreichen Störungsmöglichkeiten bei operierten Bienen (teilweise starker Ausfall an Versuchstieren, unsichere Reaktion einiger Bienen u.a.) mußte von vornherein mit der Zunahme von Fehlurteilen gerechnet werden, die eine größere Anzahl von Bestimmungen erforderlich macht.

Trotz der Feststellung von K. v. FRISCH (1921/22), daß nur die acht distalen Antennenglieder die Geruchsorgane tragen, wurde das Riechvermögen von Bienen mit minus 8 Gliedern an jeder Antenne nochmals geprüft. Von der großen Zahl (60—80) operierter Bienen flog nur ein Tier regelmäßig an und zeigte normales Verhalten. Die Konzentration

des Duftstoffes wurde laufend erhöht, bis schließlich ein Tropfen des konzentrierten Duftstoffes in das Luftrohr gebracht wurde, unmittelbar an der Austrittsöffnung. Die Reaktion der Biene war in jedem Fall negativ, d.h. der Duftstoff wurde nicht wahrgenommen. Das oftmalige Niederlassen am Ausflußrohr zeigte das intensive Suchen der Biene an.

Abb. 2 zeigt zusammenfassend, daß die Riechschwelle der Bienen bei fortlaufender Amputation der Antennenglieder zunächst verhältnismäßig wenig ansteigt. Ist nur noch ein mit Riechorganen besetztes Fühlerglied pro Antenne erhalten, nimmt die Riechschärfe in viel stärkerem Maße ab.

Entsprechende Ergebnisse, die jedoch nur das Unterscheidungsvermögen der Bienen für zwei Düfte betrafen, erhielt K. v. FRISCH (1921) beim Abschneiden von Bienenfühlern. Bienen mit nur einem riechfähigen Antennenglied können zwei Düfte noch gut unterscheiden. Die Ergebnisse von RIBBANDS (1955) können wegen der Ungenauigkeit der Methode nicht für einen Vergleich herangezogen werden (s. S. 200).

III. Morphologische Untersuchungen

Den Ergebnissen der Riechschwellenbestimmungen an Bienen mit bestimmter Anzahl von Antennengliedern sollen morphologische Untersuchungen am Bienenfühler hinzugefügt werden. Sobald die Riechschwellen für Bienen mit bekannter Gliedzahl ermittelt sind und die Zahlen der vorhandenen Sinnesorgane auf den restlichen Gliedern feststeht, müßte man bei einem Vergleich eine Beziehung erhalten zwischen der Menge eines Duftstoffes, die nötig ist, damit der Duft von den vorhandenen Geruchssensillen noch wahrgenommen wird, und der Zahl dieser perzipierenden Riechorgane. Je nach dem Grad der Verminderung der Sensillenzahl müßte auch die Riechschärfe abnehmen.

1. Methode zur quantitativen Darstellung der antennalen Sinnesorgane. Nachdem einige andere Methoden zur Zählung der antennalen Sinnesorgane ausprobiert wurden und sich als unzureichend erwiesen, bewährte sich schließlich folgende Darstellungsweise.

Die untersuchten Antennen stammen vorwiegend von nicht geschlüpften Bienen, bei denen die Kutikula erst gering sklerotisiert war. Nachdem die Fühler einige Zeit in 80%igem Alkohol fixiert wurden, kamen sie in Terpeneol, um die Luft zu entfernen, die sich regelmäßig zwischen den Sinneshärcchen verfängt (ROMEIS 1948). Da es wegen der geringen Tiefenschärfe technisch nicht möglich war, einen ganzen Fühler oder auch nur ein einzelnes Glied unter dem Mikroskop bei stärkerer Vergrößerung zu untersuchen, und da sich auch die Mikrophotographien nicht bewährten, war es nötig, jedes Fühlerglied in mehrere in einer Ebene ausbreitbare Teilstücke zu zerlegen. Von der in einigen Tropfen Terpeneol liegenden Antenne wurden mit einer Rasierklinge die Glieder abgetrennt und unter einem Binokular in ungefähr 3—5 Stücke zerteilt. Diese Gliedstücke wurden auf einen Objektträger mit einem Tropfen Caedax übertragen und eingedeckt. Damit sie unter dem Deckglas nicht wieder ihre normale Wölbung einnahmen, mußten die Objektträger so lange beschwert werden, bis das Caedax eingetrocknet war.

Jedes Gliedstück und die Verteilung der Sinnesorgane auf ihm wurde dann mit dem Abbéschen Zeichenapparat bei 10-100facher Vergrößerung gezeichnet (Abb. 3 und 4). Die Zeichnungen der einzelnen Teilstücke der Antennen konnten an den Schnittkanten zusammengesetzt werden, so daß ohne weiteres auch die Zahl der eventuell durchgeschnittenen Sinnesorgane festzustellen war. Die Zahlen der Sinnesorgantypen für alle Teile des zerschnittenen Antennengliedes zusammengezählt, ergeben die Summe der Organe für das entsprechende Glied.



Abb. 3. Verteilung der verschiedenen Sinnesorgantypen auf dem dritten Antennenglied bei der Honigbiene. Teilstück A.

2. Die Unterscheidung der Sinnesorgane nach ihrem Bau. Die Sinnesorgane werden in dieser Arbeit nicht nach ihrem histologischen Bau gegliedert, vielmehr auf Grund der Unterschiede der kutikularen Teile der Sensillen. An den Antennen von *Apis mell.* kommen bekanntlich von Sinnesorganen nur die *Sensilla trichodea* (Sinneshaare), *Sensilla basiconica* (Geruchskegel), *Sensilla placodea* (Porenplatten), *Sensilla*

coeloconica (Grubenkegel) und Sensilla ampullacea (Flaschenorgane, Forelsche Flaschen) vor (Abb. 5, S. 190).

Die Funktion der verschiedenen Sinnesorgantypen wird in der Literatur häufig besprochen (HAUSER 1880, KRAEPELIN 1883, VOM RATH 1888, RULAND 1888, NAGEL 1894, RÖHLER 1906, FOREL 1910, ZAWARZIN 1912, DEMOLL 1917, K. v. FRISCH 1921, VOGEL 1923, PLATE 1924, WACKER 1925, SNODGRASS 1926, MELIN

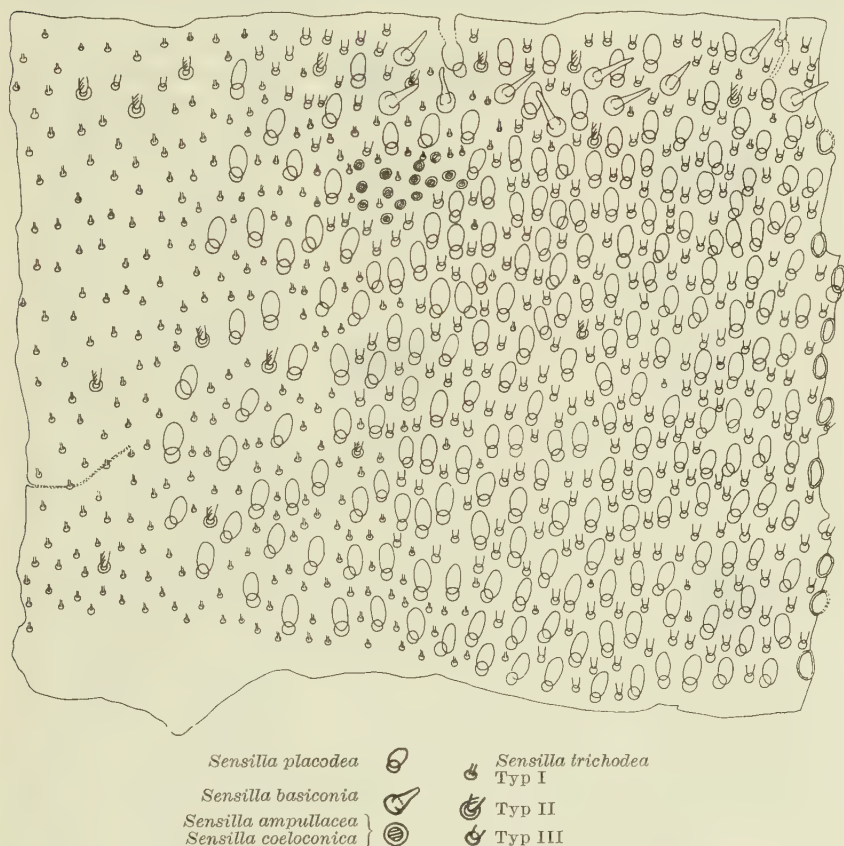


Abb. 4. Teilstück B. Erklärung s. Abb. 3

1941, DETHIER & CHADWICK 1948 u.a.). Zuletzt diskutierte MELIN (1941) ausführlich die Frage nach der Funktion der Sinnesorgane, speziell für die umstrittenen Porenplatten. Ganz allgemein spricht man den dickwandigen Sensilla trichodea Tastfunktion zu, die dünnwandigen Sensilla trichodea dagegen sollen Geruchsfunktion besitzen (VOGEL 1923, WACKER 1925 u.a.). Die Geruchskegel werden von allen Autoren zu den Riechorganen gezählt. Die Flaschenorgane werden von K. v. FRISCH (1921) und PRINGLE (1938) als Geruchsorgane abgelehnt. Nach Beobachtungen von v. FRISCH entspricht die Verteilung der Flaschenorgane nicht der des Geruchssinnes. PRINGLE weist darauf hin, daß diese Organe bei den Schaben

auf olfaktorische Reize keine elektrischen Reaktionen zeigen. Da die Sensilla coeloconica und ampullacea einander relativ nahe stehen, vertreten jedoch einige Autoren (RULAND 1888, BUTTEL-REEPEN 1915 u. a.) die Ansicht, daß beide Sensillentypen übereinstimmend Geruchsfunktion besitzen. Andere dagegen betonen entscheidende anatomische Unterschiede (LEYDIG 1886, SCHENK 1903 u. a.). Für die Sensilla placodea wird von den meisten Autoren die Geruchsfunktion angenommen (KRAEFELIN 1883, VOM RATH 1888, NAGEL 1894, FOREL 1910, v. FRISCH 1921,

VOGEL 1923, WACKER 1925 u. a.). RULAND (1888), SCHENK (1903), MELIN (1941) u. a. dagegen versuchen, andere Deutungen für die Aufgabe der Sensilla placodea zu geben.

Nach dem Bau ihrer kutikularen Bestandteile werden die Sensilla trichodea in drei Typen untergeteilt. Zu Typ I werden die zartwandigen Härchen gezählt. Typ II umfaßt die gelblichen, langen Sinneshaare, die sich allmählich verjüngen und bei denen die Öffnung im Chitin viel weiter ist als bei den übrigen Sensilla trichodea; außerdem sind sie stärker sklerotisiert als die anderen Haare. Die Sensillen vom Typ III unterscheiden sich von denen des Typ I nur dadurch, daß sie einen weiteren Porenkanal besitzen und daß dement-



Abb. 5. Sinnesorgane der Fühler (nach SCHENK aus ZANDER). Vergrößerung 1000:1. Tasthaar (*Sensillum trichodeum*), Porenplatte (*S. placodeum*), Geruchskegel (*S. basiconicum*), Grubenkegel (*S. coeloconicum*), Flaschenorgan (*S. ampullaceum*)

sprechend die Haare etwas breiter sind. Typ I und Typ III der Sensilla trichodea sind nicht immer scharf voneinander zu trennen, da der Unterschied in der Weite des Porenkanals, an welcher diese Härchen zu unterscheiden sind, zuweilen sehr verwischt ist. Die Zahl der gezeichneten Sensillen wurde mehrmals mit der der Sinnesorgane auf dem jeweiligen Antennengliedstück verglichen, so daß die Angaben als verläßlich angesehen werden können. Die Sensilla placodea unter dem Mikroskop eindeutig festzustellen, ist nicht schwierig. Auch können die Sensilla basiconica

sofort als solche angesprochen werden. Die Sensilla coeloconica im mikroskopischen Aufsichtsbild zu bestimmen, ist nicht gelungen. Es scheint nahezuliegen, die Sensilla coeloconica von den Sensilla ampullacea durch das kürzere, d.h. weniger stark unter die Oberfläche zurückgezogene Chitinhaar zu unterscheiden. Diese Trennung wollte anfangs auch gelingen. Jedoch finden sich die angeblichen Sensilla coeloconica in so auffallend unmittelbarer Nähe der Sensilla ampullacea, daß sich die Vermutung aufdrängt, es handele sich hier in Wirklichkeit um Sensilla ampullacea. Die Porenkanäle sind zwar etwas anders gerichtet als bei den übrigen Flaschenorganen (zumeist steiler); doch kommt dies wohl dadurch zustande, daß sie durch die ebenfalls hier lokalisierten Sensilla placodea eingengt werden. Die Sensilla coeloconica und ihre Verteilung auf der Fühleroberfläche mit dieser Methode zu erkennen, ist auch deshalb unmöglich, weil sie mit den beim Zerschneiden der Glieder beschädigten Sinneshärcchen verwechselt werden können. Deshalb mußte die Untersuchung und das Zählen der Sensilla coeloconica vernachlässigt und schließlich ganz aufgegeben werden. Es handelt sich vielmehr in allen diesen Fällen um Sensilla ampullacea, denen sie in meinen Aufstellungen zugerechnet werden.

3. Die Zahl der Sinnesorgane und ihre Verteilung auf dem Fühler.

Mehrere Autoren geben die Summe der Sensilla placodea für den gesamten Bienenfühler schätzungsweise an. So zählt SCHENK (1903) bei den Männchen von *Apis mell.* etwa 31000 Porenplatten für beide Antennen, bei den Weibchen etwa 4000. McINDOO (1922 lt. MELIN 1941) gibt folgende Durchschnittszahlen an: eine Drohne besitzt rund 29718 Porenplatten, eine Arbeiterin 4744 und eine Königin 2776. VOGEL (1923) fand dagegen bei einer Drohne mehr als 30000 und bei einer Arbeiterin mehr als 6000 Sensilla placodea für jede Antenne.

Bei meinen Zählungen ergibt sich folgende Verteilung der Sinnesorgane auf dem Fühler einer Arbeiterin (Tabelle 3. und Abb. 6, S. 192):

Tabelle 3. Zahl der Sinnesorgane auf den Gliedern einer Antenne (bei der Arbeiterin)

	Glied 10	Glied 9	Glied 8	Glied 7	Glied 6	Glied 5	Glied 4	Glied 3	Glied 2	Glied 1	Sa I	Sa II
S. placodea	370	337	371	342	379	335	336	418	—	—	2888	5776
S. basiconica	21	21	17	16	16	8	8	7	—	—	114	228
S. ampul- lacea . .	60	32	33	23	48	14	12	14	—	—	236	472
	—	—	—	—	—	—	—	—	2'	7'	9'	18'
S. trichodea	1113	1026	1026	998	958	796	845	765	548	334	8408	16818
Typ I . .	494	592	541	551	449	387	441	508	514	268	4745	9490
Typ II . .	69	13	23	31	30	20	23	22	32	55	318	636
Typ III .	551	421	462	416	479	389	381	235	2	11	3347	6694

NB.: Sa. { I = Summe der Sinnesorgane für einen Fühler,
 { II = Summe der Sinnesorgane für zwei Fühler.

2' und 7', bzw. 9' sind Sinnesorgane auf dem zweiten und ersten Antennenglied, die aus dem mikroskopischen Aufsichtsbild nicht sicher bestimmt werden konnten. Es könnte sich um Sensilla ampullacea handeln, genausogut aber um durch das Schneiden herausgerissene Sinneshärchen. Sie kommen nicht bei allen Arbeiterinnen vor. Die



Abb. 6. Häufigkeit der verschiedenen Sinnesorgantypen auf den zehn distalen Gliedern einer Antenne. Abszisse: Fühlerglieder einer Antenne (10 = distales Glied); Ordinate: Anzahl der Organe je Glied, — Sensilla trichodea (Typ I, II, III); - - - Typ I; ···· Typ II; - · - · Typ III; - - - - Sensilla basiconica; Sensilla placodea —···; Sensilla ampullacea

Glieder sind vom distalen (= Glied 10) zum basalen Glied (= Glied 1) nummeriert. Es schließen sich noch Pedicellus und der Scapus an.

Lage und Verteilung der Sinnesorgane auf dem Bienenfühler sind im großen und ganzen schon lange bekannt und werden meistens für die Bestimmung der Funktion der Sensillen herangezogen (SCHENK 1903, RÖHLER 1906, FOREL 1910, v. FRISCH 1920, 1921, VOGEL 1923 u. a.). Und zwar handelt es sich bei diesen Untersuchungen meist um Vergleiche, bei denen man vorwiegend von der Verbreitung der Sensillen auf den Antennen bei den verschiedenen Geschlechtern ausgeht. Übrigens hat man auch aus der Verbreitung der Sensillentypen bei den einzelnen Insektengruppen Schlüsse auf die Funktion gezogen. Zuweilen versucht man sogar aus der Stellung der Fühler während des Fluges eine Erklärung zu finden (WACKER 1925, MELIN 1941, HERAN 1956).

Auf die Lage der Porenplatten, Riechkegel und Flaschenorgane

braucht hier nicht näher eingegangen zu werden. Nur der Vollständigkeit halber soll die Verteilung der verschiedenen Sinneshaartypen erwähnt werden. Dabei ist zu betonen, daß die verwendete Untergliederung der Sensilla trichodea in mehrere Typen nur für vorliegende Arbeit gelten kann. Die Sensilla trichodea vom Typ I liegen auf dem von Porenplatten freien Teil der Antenne und bedecken auch noch das erste und zweite Glied ausgesprochen zahlreich. Auf den weiteren Gliedern werden sie mehr oder weniger von den Tasthaaren (Sensilla trichodea Typ II) verdrängt. Auf Grund der Verteilung dieser dünnwandigen Sensilla trichodea kommen sie als Geruchsorgane nicht in Frage. Die Sensilla

trichodea vom Typ II, ausgesprochene Tasthaare, sind jeweils über das ganze Glied verstreut und häufen sich an den distalen Gliederenden. Ihre Zahl ist besonders groß auf dem Scapus und Pedicellus; bereits auf dem ersten und zweiten Glied finden sie sich stärker verbreitet als auf den acht distalen Gliedern. Typ III der Sinneshaare liegt zwischen den Sensilla placodea. Ferner kommen noch einige Sinnesorgane vor, die wie die Sensilla trichodea vom Typ III einen verhältnismäßig weiten Porenkanal besitzen. Die Härchen entsprechen aber nicht genau dem Typ III. Außerdem fehlen einigen dieser Organe die Härchen überhaupt. Es ist wahrscheinlich, daß sie beim Zerschneiden der Antennenglieder beschädigt wurden; sie sind dem Typ III zugerechnet worden. Die Zahl der Sensilla trichodea vom Typ III ist auf dem zweiten Glied und den basalwärts folgenden sehr gering und gegenüber der starken Verbreitung auf den acht distalen Gliedern bedeutungslos. Diese Sinnesorgane werden im nächsten Kapitel noch eingehender diskutiert.

Wieweit die Zahl der Fühlersinnesorgane individuell schwankt, wurde nicht untersucht. (Zur exakten Bestimmung wären Mittelwerte der Häufigkeit erforderlich, die aber nur in unverhältnismäßig umfangreicher Zählarbeit gewonnen werden können.) Im Vergleich zu den bisher vorliegenden unsicheren Schätzungen ist das vorgelegte Zählresultat eine sichere Grundlage für alle weiteren Untersuchungen über die Sinnesorgane des Bienenfühlers.

IV. Beziehungen zwischen der Riechschärfe und der Zahl der Sinnesorgane

Mehrere Autoren weisen darauf hin — nach Untersuchungen der Häufigkeit der Sinnesorgane bei den einzelnen Insektengruppen (v. FRISCH 1921, DETHIER 1954 u. a.) oder auf Grund der Bestimmung der Riechschärfe bei Insekten mit amputierten Antennen (RIBBANDS 1954 u. a.) —, daß eine Beziehung bestehen könnte zwischen der Zahl der Riechorgane und der Höhe der Riechschwelle.

Die vorliegenden Versuchsergebnisse liefern exakte Zahlenwerte und legen den Gedanken nahe, mit ihrer Hilfe die Riechschärfe und die Zahl der Sinnesorgane einander gegenüberzustellen. Zuvor muß die Frage geklärt werden, welche Sinnesorgane des Fühlers für die Aufgabe der Geruchswahrnehmung in Frage kommen. Auf Grund der Lage der Sinnesorgane und ihres anatomischen Baues könnte man bei der Honigbiene die Riechfunktion den Porenplatten, den Riechkegeln, den Grubenkegeln (die von den Flaschenorganen nicht einfach zu trennen sind) und eventuell den Sinneshaaren vom Typ III zuschreiben. Die Sensilla vom Typ III sind schwer vom Typ I der Sinneshaare zu trennen, da ein allmählicher Übergang zwischen den beiden Formen vorliegt. Man könnte das wichtigste Unterscheidungsmerkmal dieser beiden Sinnes-

haartypen, die Breite des Porenkanals, so deuten, daß sich die Sensilla trichodea, die im Bereich der Porenplatten liegen, stärker entwickeln. Also wäre in den Sinneshaaren vom Typ III nur ein Sonderfall von Typ I zu sehen. Die Verbreitung der Sinneshaare Typ III ist an das Vorkommen der Sensilla placodea gebunden (s. Tabelle 3, S. 191: Glied 9 und 10). VOGEL (1923) u.a. gliedern die Sinneshaare in dünnwandige und dickwandige Formen, wobei VOGEL den dünnwandigen Sinneshaaren eine Riechfunktion (nach histologischen Untersuchungen) zuschreibt. Diese zartwandigen Sinneshaare kommen aber auch noch auf dem ersten

Tabelle 4. Anzahl der Sinnesorgane auf einer bestimmten Gruppe von Antennengliedern (9 Glieder) und die ihnen entsprechende Riechschwelle für *Nerol R*.

Sinnesorgane	A_1	A_2	Summe $A_1 + A_2$	Differenz zu normal	Riech- schwelle <i>Nerol R</i>	Differenz zu normaler Riech- schwelle	Anzahl der Glieder
S. placodea .	2888	2888	5776	—	$3,2_3 \cdot 10^9$	—	9 + 9 (18)
S. basiconica .	114	114	228	—			
S. ampullacea .	236	236	472	—			
S. trichodea .	8075	8075	16150	—			
Typ I . . .	4477	4477	8954	—			
Typ II . . .	263	263	526	—	$3,3_5 \cdot 10^9$	$0,1 \cdot 10^9$	8 + 9 (17)
Typ III . . .	3336	3336	6672	—			
S. placodea .	2518	2888	5406	370			
S. basiconica .	93	114	207	21			
S. ampullacea .	176	236	412	60			
S. trichodea .	6962	8075	15037	1113	$3,3_1 \cdot 10^9$	$0,1 \cdot 10^9$	8 + 8 (16)
Typ I . . .	3983	4477	8460	494			
Typ II . . .	194	263	457	69			
Typ III . . .	2785	3336	6121	551			
S. placodea .	2518	2518	5036	740			
S. basiconica .	93	93	186	42	$3,4_2 \cdot 10^9$	$0,3 \cdot 10^9$	5 + 5 (10)
S. ampullacea .	176	176	352	120			
S. trichodea .	6962	6962	13924	2226			
Typ I . . .	3983	3983	7966	988			
Typ II . . .	194	194	388	138			
Typ III . . .	2785	2785	5570	1102	$3,5_2 \cdot 10^9$	$0,3 \cdot 10^9$	4 + 4 (8)
S. placodea .	1468	1468	2936	2840			
S. basiconica .	39	39	78	150			
S. ampullacea .	88	88	176	296			
S. trichodea .	3912	3912	7824	8326			
Typ I . . .	2299	2299	4598	4356	$3,5_2 \cdot 10^9$	$0,3 \cdot 10^9$	4 + 4 (8)
Typ II . . .	127	127	254	272			
Typ III . . .	1486	1486	2972	3700			
S. placodea .	1089	1089	2178	3598			
S. basiconica .	23	23	46	182			
S. ampullacea .	40	40	80	392	$3,5_2 \cdot 10^9$	$0,3 \cdot 10^9$	4 + 4 (8)
S. trichodea .	2954	2954	5908	10242			
Typ I . . .	1815	1815	3700	5254			
Typ II . . .	97	97	194	332			
Typ III . . .	1007	1007	2014	4658			

Tabelle 4 (Fortsetzung)

Sinnesorgane	A_1	A_2	Summe $A_1 + A_2$	Differenz zu normal	Riech- schwelle Nerol R	Differenz zu normaler Riech- schwelle	Anzahl der Glieder
S. placodea .	754	754	1508	4268	$3,4_8 \cdot 10^9$	$0,3 \cdot 10^9$	$3 + 3$ (6)
S. basiconica	15	15	30	198			
S. ampullacea	26	26	52	420			
S. trichodea .	2158	2158	4316	11834			
Typ I . . .	1463	1463	2926	6028			
Typ II . . .	77	77	154	372			
Typ III . .	618	618	1236	5436			
S. placodea .	418	418	836	4940	$4,2_4 \cdot 10^9$	$1,0 \cdot 10^9$	$2 + 2$ (4)
S. basiconica	7	7	14	214			
S. ampullacea	14	14	28	444			
S. trichodea .	1313	1313	2626	13524			
Typ I . . .	1022	1022	2044	6910			
Typ II . . .	54	54	108	418			
Typ III . .	237	237	474	6198			
S. placodea .	—	—	—	5776	—	—	$1 + 1$ (2)
S. basiconica	—	—	—	228			
S. ampullacea	—	—	—	472			
S. trichodea .	548	548	1096	15054			
Typ I . . .	514	514	1028	7926			
Typ II . . .	32	32	64	462			
Typ III . .	2	2	4	6668			

und zweiten Antennenglied in großer Zahl vor. Auf den basalwärts folgenden Gliedern werden sie von den ausgesprochen taktilen Sinneshaaren verdrängt. Da sich die Geruchsorgane der Honigbiene auf den acht distalen Antennengliedern befinden müssen (v. FRISCH u. a.), können die dünnwandigen Sensilla trichodea vom Typ I ihrer Verbreitung nach nicht als Geruchsorgane angesprochen werden. — *Die Geruchsfunktion kann also mit einiger Sicherheit den Sensilla placodea, Sensilla basiconica und eventuell den Sensilla coeloconica zugeschrieben werden.* Die Häufigkeit dieser Organe weicht auf den verschiedenen Fühlergliedern nicht so sehr voneinander ab, daß in Verbindung mit den Riechschwellenwerten bei sukzessiver Amputation die Riechfunktion eindeutig einem (oder mehreren) dieser Typen zugeordnet werden könnte, wie anfangs erwartet wurde.

Tabelle 4 bringt die Gegenüberstellung der Anzahl der verschiedenen Sinnesorgantypen auf den Antennengliedern zu der Riechschwelle für Nerol R, die sich für die entsprechende Zahl von Gliedern ergibt. Hierbei wurden die neun distalen Glieder berücksichtigt, obwohl nur für die acht distalen Riechfähigkeit nachweisbar ist, weil auf dem neunten auch noch Sensilla trichodea vorkommen und ihre Zahl bei der Auswertung mit herangezogen werden sollte.

Abb. 7 zeigt graphisch das Verhältnis zwischen der Anzahl der Sinnesorgane in Prozenten (Sensilla placodea, Sensilla basiconica, Sensilla trichodea) und der Riechschwelle für Nerol R. ebenfalls in Prozenten. Die Riechschwellen der Bienen werden in reziproker Größe, die man als Riechschärfe definieren kann, eingetragen, um den Verlauf dieser Kurve gleich-

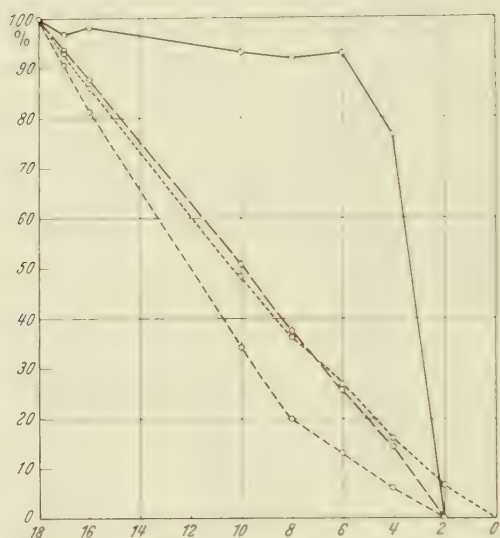


Abb. 7. Vergleich der Anzahl (Summe) der Sinnesorgane auf den neun distalen Antennengliedern mit den reziproken Werten der Riechschwellen in Prozent (100 % = volle, normale Riechfähigkeit; 0 % = Erlöschen der Riechfähigkeit). Abszisse: Zahl der vorhandenen (nicht amputierten) Antennenglieder; es sind die neun distalen berücksichtigt, wobei 1, 3, 5, ..., 17 die Glieder des einen, 2, 4, 6, ..., 18 die des anderen Fühlers darstellen. Ordinate: Riechschärfe —; Häufigkeit der Sensilla placodea ---, Sensilla basiconica ---- und Sensilla trichodea

gerichtet zu erhalten mit dem der Kurve für die Geruchsorgane.

Tabelle 4, S. 194 und Abb. 7 lassen ersehen, daß die Riechschärfe nur sehr grob der Abnahme der als Geruchssensillen angenommenen Sinnesorgane entspricht, daß aber nach Amputation der acht riechfähigen Antennenglieder die Riechschärfe gleich Null ist.

Die Häufigkeit der unterschiedenen Sensillentypen auf den einzelnen Fühlergliedern ist ziemlich gleichmäßig (Abb. 6, S. 192). Verfolgt man demgegenüber den Verlauf der Riechschwelle, so erhält man keinen ausgesprochenen regelmäßigen Anstieg (Abb. 2, S. 186) Bei sukzessiver Amputation von einem bis zu sechs Gliedern

an jeder Antenne sinkt die Riechschärfe verhältnismäßig wenig. Auch nach Abschneiden von zwei mal sieben Gliedern liegt die Riechschärfe noch durchaus innerhalb der Größenordnung der Schwelle für die vollständigen Fühler, obgleich hier der Abfall bereits wesentlich stärker ist als bei Antennenamputation im Bereich von zwei bis sechs Gliedern. Sprunghaft ändert sich die Riechschärfe erst beim Übergang vom achten zum neunten Fühlerglied. Aus diesen Befunden wird ersichtlich, daß bei der Honigbiene keine einfache, lineare Beziehung zwischen der Zahl der Sinnesorgane und der entsprechenden Höhe der Riechschwelle besteht.

Eine bestimmte, kleine Anzahl von Duftmolekülen ist im allgemeinen für die Erregung eines Sensillum notwendig. So nimmt man z. B. für

den Hund eine monomolekulare Erregung an. Bei der Honigbiene liegen die Verhältnisse jedoch nicht so deutlich. Werden der Biene sieben Glieder an jeder Antenne amputiert, so reagiert sie bei Darbietung von $4,2 \times 10^9$ Molekülen/cm³ Luft des Duftstoffes Nerol R. Diese Duftmenge wirkt nur auf die Geruchsrezeptoren des achten Antennengliedes. Bei einer größeren Anzahl von Sinnesorganen, z. B. bei vollständigem Fühler, erhält man eine Steigerung der Reizung über diesen nur für zweimal ein riechfähiges Antennenglied zutreffenden Schwellenwert hinaus: es werden weitaus mehr Sinneselemente erregt. Die Honigbiene spricht auf eine große Zahl verschiedener Duftqualitäten an und kann diese auch unterscheiden. Deshalb muß man den Rezeptoren eine unterschiedliche Reaktionsmöglichkeit für die einzelnen Düfte zuschreiben und muß Rezeptorenklassen annehmen, vielleicht in der Art wie HAINER et al. (1954), MONCRIEFF (1954) und NEUHAUS (1956) für Säugetiere. Da die Schwelle niedriger liegt, wenn mehr Glieder als im oben erwähnten Fall erhalten sind bzw. wenn der Fühler unverletzt ist, können nicht alle für die bestimmte Duftqualität verantwortlichen Sinneselemente auf dem achten Fühlerglied liegen. *Das heißt also, daß eine Summation der Erregungen der über die acht riechfähigen Fühlerglieder verteilten Sinneselemente erfolgt.*

Ein Vergleich des Zahlenzusammenhanges zwischen Riechschärfe und Rezeptorenzahl bei den verschiedenen Säugern zeigt ähnliche Verhältnisse (NEUHAUS, Verhandl. d. Deutschen Zoologischen Gesellschaft Graz 1957) wie bei den Honigbienen. Die Untersuchungen der Riechverhältnisse bei den Honigbienen bieten gegenüber denen bei Säugern den Vorteil, daß es möglich ist, die Riechrezeptoren teilweise auszuschalten und auf diesem Wege die Riechschärfe allmählich herabzusetzen. Könnte man experimentell die Antennenglieder isolieren, so würde man für jedes einzelne Glied eine bestimmte Schwellenerregung erhalten, die selbstverständlich von der Häufigkeit der durch den betreffenden Duft erregbaren Sinnesorgane abhinge. Zentral weitergeleitet und summiert ergäben diese Schwellenwerte eine Gesamterregung, die merklich überschwellig wäre. Dieser Gedankengang weist Beziehungen auf zu dem Weberschen Gesetz und seinen Abwandlungen. Nach der physiologisch gut begründeten Fassung des Weber-Fechnerschen Gesetzes von PÜTTER (1918, S. 225), dessen Grundlagen als im wesentlichen zutreffend vorausgesetzt werden, wird ausgesagt: „Die Empfindungsstärke E ist abhängig von der erreichbaren Erregungshöhe H und nähert sich ihr um so langsamer, je stärker die Empfindung bereits ist“. Obwohl die Empfindungshöhe beim tierischen Organismus grundsätzlich nicht meßbar ist, kann man die Schwellenbestimmung als Aussage über eine konstante Mindestempfindung ($E_{\min}$) bei Tierversuchen heranziehen. Diese konstante Empfindungsstärke kann in den Versuchen mit der Honigbiene sowohl

durch Reizung aller als auch durch Reizung nur einzelner Antennenglieder erreicht werden. Die Reizhöhe ist, wie gezeigt, im ersten Fall niedriger als bei Reizung von nur wenigen Führgliedern. Es wird nun die Auffassung vertreten, daß bei Verkleinerung der Riechrezeptorenzahl die Reizhöhe für die konstante Schwellenempfindung nicht proportional dieser Verkleinerung ansteigt, sondern im Sinne der logarithmischen Beziehung des Püttterschen Gesetzes. Die mathematische Formulierung dieses Gesetzes lautet: $E = H \cdot \ln 1 + e^{-\frac{R}{H}}$ (E = Empfindungsstärke,

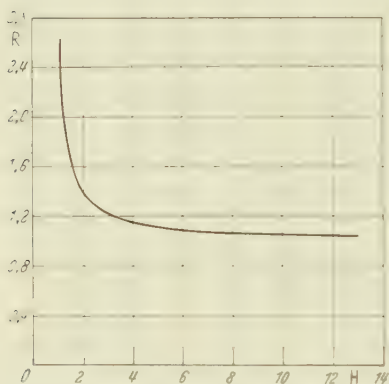


Abb. 8. Graphische Darstellung der Formel $R_s = H \cdot \ln \frac{H}{H-1}$; Abszisse: H maximale Empfindungshöhe; Ordinate: R Reizintensität

H = maximale Empfindungshöhe, R = Reizintensität, e = Basis des natürlichen Logarithmus). Auflösung

nach R ergibt: $R = H \cdot \ln \frac{H}{H-E}$.

Da — wie oben bereits ausgeführt — die Erregungsstärke E nur in Form der konstanten, minimalen Erregungsstärke $E_{\min}$, bei der Reizschwelle vorliegt, muß die Schwellenreizhöhe R_s von der Empfindungshöhe H in folgender Weise abhängen:

$$R_s = H \cdot \ln \frac{H}{H-E_{\min}} \quad (E_{\min} = \text{const}).$$

Die graphische Darstellung dieser mathematischen Formulierung ergibt, wenn für $E_{\min}$ der Wert 1 gesetzt wird, eine Kurve (Abb. 8), die zunächst sehr steil, mit größer werdendem H aber immer flacher verläuft.

Die maximalen Erregungshöhen können durch Messungen nicht erfaßt werden, sondern nur die Zahl der Sensillen. Es wird angenommen, daß beide zueinander in folgender linearer Abhängigkeit stehen: $H = a \cdot N - b$ (N = Zahl der Rezeptoren, N' für Minimalerregung notwendig Rezeptorenzahl, a = Proportionalitätsfaktor, b = Größe, die von Rezeptorenzahl für Minimalerregung abhängt). Die höchste Stufe der Erregung ist dann erreicht, wenn alle durch den betreffenden Duftstoff erregbaren Sinnesorgane gereizt werden. Ist nur eine kleinere Zahl von Rezeptoren vorhanden, so wird die maximale Erregung entsprechend der Abnahme der Rezeptoren verringert. Wird die konstante Minimalerregung = 1 gesetzt, so gilt: $H = a \cdot (N - N') - 1$. Setzt man diesen Ausdruck für H in die Pütttersche Formel ein, so ergibt sich das Verhältnis zwischen Schwellenreiz und Rezeptorenzahl:

$$R_s = a \cdot (N - N') + 1 \cdot \ln \frac{a \cdot (N - N') + 1}{a \cdot (N - N')}.$$

Durch die nicht genau feststellbaren konstanten Größen a und N' wird der logarithmische Zusammenhang zwischen Schwellenreiz und Rezeptorenzahl nicht grundsätzlich beeinflusst.

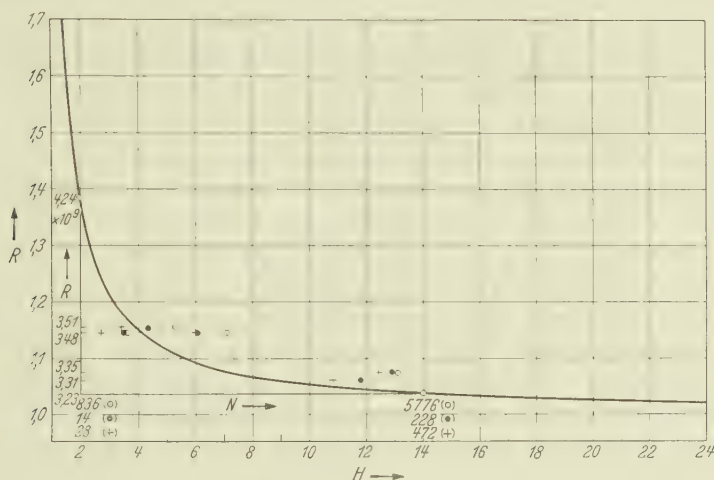


Abb. 9. Vergleich zwischen der theoretischen Kurve $R_s = H \cdot \ln \frac{H}{H-1}$ und den Versuchswerten: $\circ$ Sensilla placodea; $\bullet$ Sensilla basiconica; $+$ Sensilla ampulacea; Abszisse: H maximale Empfindungsstärke; N Zahl der Sensillen; Ordinate: R Reizstärke

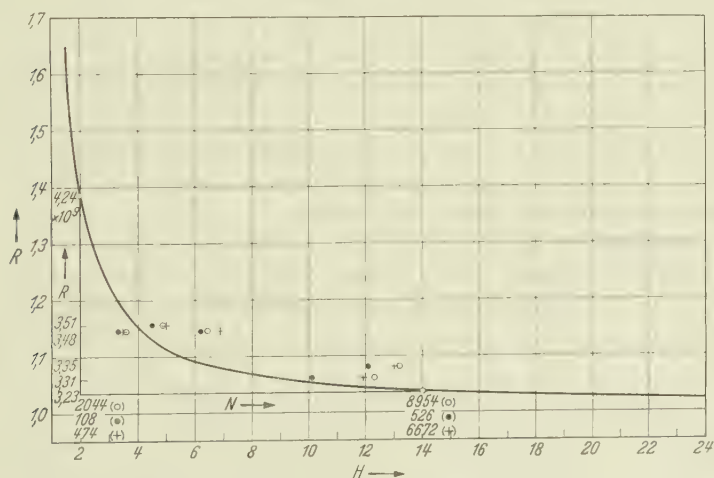


Abb. 10. Vergleich der Erklärung zu Abb. 9: $\circ$ Sensilla trichodea Typ I; $\bullet$ Sensilla trichodea Typ II; $+$ Sensilla trichodea Typ III

Wie verhalten sich nun die bei den Honigbienen erhaltenen Versuchswerte zu der ausgeführten Abwandlung des Pütterschen Gesetzes? In den Abb. 9—10 werden die gemessenen Werte mit der theoretischen

Kurve für $R_N = H \cdot \ln \frac{H}{H-1}$ verglichen, indem für a und N' passende Werte gewählt werden. Es zeigt sich dann eine verhältnismäßig gute Übereinstimmung der Versuchsbefunde mit der theoretischen Kurve: die Abweichungen erklären sich durch die Verwendung sehr feiner Reizintensitätsunterschiede im Maßstab für R . Daß für alle antennalen Sinnesorgane ähnliche Kurven erhalten werden, liegt an der relativ einheitlichen Abnahme dieser Sensillen von Glied zu Glied. Daraus ergibt sich, daß eine Zuordnung bestimmter Sinneselemente zur Geruchsfunktion auf diesem Wege nicht sicher zu erreichen ist. Die Ergebnisse können lediglich eine Erklärung für die nichtlineare Zunahme des Schwellenreizes bei kontinuierlicher Amputation der Fühlerglieder bieten.

McINDOO (1914), v. FRISCH (1921), RIBBANDS (1955) u.a. haben sich mit dem Vergleich der Zahl der vorhandenen Antennenglieder und dem Riechvermögen befaßt. Bei diesen Versuchen handelte es sich um Beobachtungen, die bei einer äußerst geringen Anzahl von nicht genau definierten Konzentrationsabstufungen von Duftstoff und Lösungsmittel erhalten wurden. Die Methoden waren z. T. insofern unzureichend, als die Riechstoffe in Lösung gebracht wurden und somit zahlreiche Faktoren einwirken konnten, die bei der verwendeten Versuchsanordnung nicht näher festzustellen waren. Jene Angaben für die Riechschärfe der Honigbiene können daher nur als ungenaue Übersichtswerte angesehen werden. So gibt RIBBANDS (1955) die Riechschärfe der Bienen für den in Äthylenglykol gelösten Duftstoff Benzylacetat an. Tiere mit vollzähligen Fühlergliedern nehmen nach seinen Ergebnissen diesen Riechstoff in $1:10^8$ (Duftstoff:Lösungsmittel) wahr; bei Amputation von sieben Gliedern je Antenne erkennen ihn die Bienen in einer $1:300000$ -Lösung. Am ersten Tage nach der Operation erhielt RIBBANDS ein neutrales Ergebnis bei einer $1:10^8$ Lösung.

Amputationsversuche wurden auch an mehreren anderen Insekten durchgeführt (SCHENK 1903, FOREL 1910, MURR-DANIELCZIK 1930, WARNKE 1931, FLÜGGE 1934, SCHWINK 1954), die z. T. vorwiegend die Auswirkung der Fühleramputation auf die Raumorientierung zeigen sollten.

Die Abnahme der Riechschärfe bei sukzessiver Amputation der Antennen wurde von SCHANZ (1953) am Kartoffelkäfer geprüft. Die Riechfähigkeit wurde aus den Positivwahlen bei Spontanreaktionen erschlossen. Die Duftintensität blieb bei allen Versuchen gleich. Nach Amputation der Taster reagierten die Tiere sicherer. Aus einer Abbildung (SCHANZ 1953, Abb. 13, S. 373) in der als Abszisse die Zahl der amputierten Glieder und als Ordinate die positiven (bzw. negativen) Duftreaktionen (in Prozenten) eingetragen sind, geht hervor, daß auch beim Kartoffelkäfer die Riechfähigkeit bei sukzessivem Verlust von Antennen-

gliedern zuerst sehr wenig und nach Verlust der meisten Sensillen plötzlich stark absinkt. Vergleicht man die von SCHANZ erhaltenen Werte mit der theoretischen Kurve $R_s = H \cdot \ln \frac{H}{H-1}$ bei entsprechendem Maßstab (Abb. 11), zeigt sich eine auffallende Übereinstimmung. Die sich entsprechenden Befunde beim Kartoffelkäfer und bei der Honigbiene lassen vermuten, daß es bei den Insekten ganz allgemein ähnliche Zusammenhänge zwischen Rezeptorenzahl und Riechschärfe gibt.

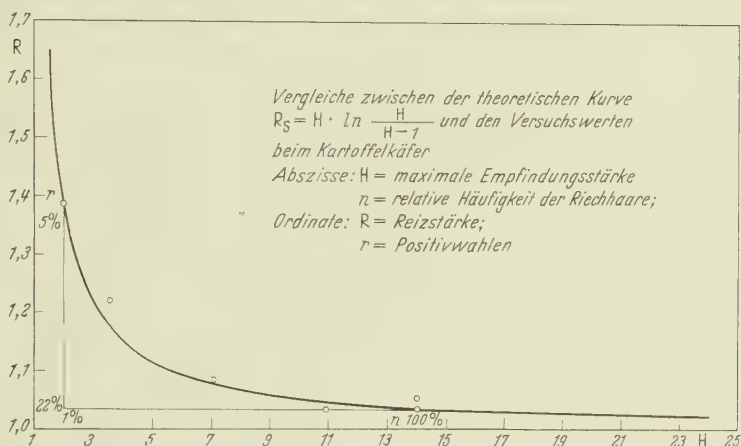


Abb. 11. Vergleich zwischen der theoretischen Kurve $R_s = H \cdot \ln \frac{H}{H-1}$ und den Versuchswerten beim Kartoffelkäfer. Abszisse: H maximale Empfindungsstärke; n relative Häufigkeit der Riechhaare; Ordinate: R Reizstärke; r Positivwahlen

Zusammenfassung

1. Mit Hilfe von Zeichnungen (Abb. 3, S. 188 und Abb. 4, S. 189) einzelner Antennengliederteile wird die Zahl der verschiedenen Sinnesorgantypen auf den jeweiligen Fühlergliedern ermittelt (Tabelle 3, S. 191). Ihre genaue Kenntnis ist für einen Vergleich zwischen der Häufigkeit der Sinnesorgane und der Höhe der Riechschwelle erforderlich.

2. Zur Feststellung der Riechschwellen wird der Duftstoff Nerol $R. C_{10}H_{18}O$ verwendet. Bei fortschreitender Amputation von einem bis zu sechs Gliedern an jeder Antenne sinkt die Riechschärfe verhältnismäßig wenig. Nach Abschneiden von sieben Gliedern an jedem Fühler nimmt das Riechvermögen deutlich ab, nach Amputation von acht Fühlergliedern jederseits verschwindet es völlig.

3. Bei der Gegenüberstellung der Häufigkeit der Sinnesorgane auf den Antennengliedern und der Höhe der Riechschärfe ergibt sich keine einfache lineare, sondern eine logarithmische Beziehung. Der Zusammenhang zwischen Riechschärfe und Zahl der Rezeptoren deutet auf gewisse

Beziehungen der Riechvorgänge bei der Honigbiene zum Weber-Fechner-schen Gesetz hin.

4. Nach Amputation der Antennenglieder ergeben sich Schwierigkeiten für den Rückflug der Bienen an den Dressurplatz. Offensichtlich sind Zahl der amputierten Antennenglieder und Trachtverhältnisse für die Rückkehr amputierter Bienen an den Futterplatz von Wichtigkeit. Bei Arbeitsbienen, denen nur wenige Antennenglieder amputiert worden sind, wirkt sich möglicherweise die Verletzung der Fühler-Nerven nicht so stark aus wie bei Bienen, die nur wenige riechfähige Glieder besitzen.

Literatur

- AUTRUM, H.: Die Reizschwelle der Sinnesorgane. *Umschau* **50**, 5 (1950). — BUTTEL-REEPEN, H.V.: Der Geruchssinn der Bienen. *Bienenwirtsch. Zbl.* **1905**, 99. — DEMOLL, R.: Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917. — DETHIER, V. G.: The physiology of olfaction in insects. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **58**, (2), 139—155 (1954). — DETHIER, V. G., and L. E. CHADWICK: Chemoreception in insects. *Physiol. Rev.* **28**, 220—254 (1948). — FISCHER: Untersuchungen über die Riechschärfe der Honigbiene. *Z. vergl. Physiol.* **39**, 634—659 (1957). — FLÜGGE, CH.: Geruchliche Raumorientierung bei *Drosophila*. *Z. vergl. Physiol.* **20**, 463—500 (1934). — FOREL, A.: Das Sinnesleben der Insekten. München 1910. — FRINGS, H.: The loci of olfactory end-organs in the honeybee, *Apis mel.* *J. exp. Zool.* **97**, (2), 123—134 (1944). — FRISCH, K. v.: Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **37**, 1—238 (1920). — Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **38**, 449—516 (1921). — Methoden sinnesphysiologischer und psychologischer Untersuchungen an Bienen. In *Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, VI, D. S. 121—178, 1922. — GERTZ, W.: Geruchsdressuren und Reizschwellenbestimmungen an Tritonen. *Z. vergl. Physiol.* **25**, 389—426 (1937/38). — GRUCH, W.: Über die Riechfähigkeit der Wanderratten. Diss. Erlangen 1954. — HAINER, R. M., A. G. EMSLIE and A. JACOBSON: An information theorie of olfaction. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **58**, 2 (1954). — HAUSER, G.: Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. *Z. wiss. Zool.* **34**, 367—403 (1880). — HERAN, H.: Beiträge zur Frage nach der Wahrnehmungsgrundlage der Entfernungsweisung der Bienen (*Apis mel.*). *Z. vergl. Physiol.* **38**, 168—218 (1956). — HODGSON, E. S.: The comparative physiological approach to the study of chemoreception. *Virginia J. Sci.* **6**, 22—26 (1955). — McINDOO, N. E.: The olfactory sense of the honeybee. *J. exp. Zool.* **16**, 3, 265—346 (1914). — KRAEFFELN, K.: Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Hamburg 1883. — LEYDIG, F.: Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. *Zool. Anz.* **1886**, 284—291. — MARSHALL, J.: On the sensitivity of the chemoreceptors on the antenna and fore tarsi of the honey-bee, *Apis mel.* *L. J. exp. Biol.* **12**, 17—26 (1935). — MELIS, D.: The function of the pore-plates in Hymenoptera. *Zool. Bidr. Uppsala* **20**, 303—344, 1941. — MINNICH, D. E.: The olfactory sense of the cabbage butterfly, *Pieris rapae* Linn., an experimental study. *J. exp. Zool.* **39/40**, 339—356 (1924). — MONCRIEFFE, R. W.: The Odorants. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **58**, 73—82 (1954). — MOZELL, M., M. MAXWELL and C. PFAFFMANN: The afferent neural processes in odor perception. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **58**, 2, 96—108 (1954). — MÜLLER, A.: Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. *Z. Zellforsch.* **41**, 335—350 (1955). — MURR-DANIELCZIK, L.: Über den Geruchssinn der Mehlmotenschlupfwespe *Habrobracon juglandis* Ashmead. *Z.*

vergl. Physiol. **12**, 210—270 (1930). — NAGEL, W. A.: Ergebnisse vergleichend physiologisch-anatomischer Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmacksinn und ihre Organe. Biol. Zbl. **14**, 543—556 (1894). — NEUHAUS, W.: Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. Z. vergl. Physiol. **35**, 527—552 (1953). — Riechfähigkeit bei Mensch und Hund. Umschau **1954**, 84. — Die Riechschwelle des Hundes für Jonon und Äthylmercaptan und ihr Verhältnis zu anderen Riechschwellen bei Hund und Mensch. Z. Naturforsch. **9b**, 560—567 (1954). — Die Unterscheidung von Duftquantitäten bei Mensch und Hund nach Versuchen mit Buttersäure. Z. vergl. Physiol. **37**, 243—252 (1955). — Die Form der Riechzellen des Hundes. Naturwissenschaften **42**, 374—375 (1955). — Die Bestimmung von Riechschwellen für Fettsäuren beim Hund. Proc. int. Congr. Zool. Copenh. **53**, (1956). — Die Riechschwelle von Duftgemischen beim Hund und ihr Verhalten zu den Schwellen unvermischter Duftstoffe. Z. vergl. Physiol. **38**, 238—258 (1956). — Die Unterscheidungsfähigkeit des Hundes für Duftgemische. Z. vergl. Physiol. **39**, 25—43 (1956). — Das Verhältnis der Riechschärfe zur Zahl der Riechreceptoren. Verh. dtsh. zool. Ges. **1957**. — NEWPORT, G.: Antennae of Insects. Trans. Ent. Soc. London **2**, (1840). — NEWTON, H. C. P.: On the so-called „olfactory-pores“ in the honey-bee. Quart. micr. Sci. **74**, 647—668 (1931). — PERRIS, E.: Mémoire sur le siege de l'odorat dans les articulés. Ann. Sci. Nat., III. Ser. **14**, (1850/51). — PLATE, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre II., Jena 1924. — PRINGLE, J. W. S.: Funktion der campaniformen Sensillen bei der Schabe. J. exp. Biol. **15**, 101—131 (1938). — PÜTTER, A.: Studien zur Theorie der Reizvorgänge. Pflüg. Arch. ges. Physiol. **171**, 201—261 (1918). — RATH, O. v.: Über Hautsinnesorgane von Insekten. Z. Zool. **46**, 413—453 (1888). — RIBBANDS, C. R.: The reception of the honeybee. Proc. roy. Soc. B. **143**, 367—379 (1955). — RÖHLER, E.: Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jb., Morph. **22**, 225—288 (1906). — RÖSCH-BERGER, K.: Das Gedächtnis der Biene nach der Narkose. Z. vergl. Physiol. **18**, 474—480 (1933). — ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München 1948. — ROYS, C.: Olfactory nerve potentials a direct measure of chemoreception in insects. Ann. N. Y. Acad. Sci. **58**, 2 (1954). — RULAND, F.: Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Z. wiss. Zool. **46**, 602—628 (1888). — SCHANZ, M.: Der Geruchssinn des Kartoffelkäfers. Z. vergl. Physiol. **35**, 353—379 (1953). — SCHENK, O.: Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **7**, 573—618 (1903). — SCHNEIDER, D.: Mikro-Elektroden registrieren die elektrischen Impulse einzelner Sinnesnervenzellen der Schmetterlingsantenne. Ind.-Elektronik **3/4**, 3—7 (1955). — SCHWARZ, R.: Über die Riechschärfe der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **37**, 180—210 (1955). — SCHWINK, I.: Experimentelle Untersuchungen über Geruchssinn und Strömungswahrnehmung in der Orientierung bei Nachtschmetterlingen. Z. vergl. Physiol. **37**, 19—56 (1954). — SNODGRASS, R. E.: The Morphology of Insect Sense Organs and the Sensory Nervous System. Smiths Misc. Coll. **77**, (1926). — VOGEL, R.: Zur Kenntnis des feineren Baues der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. Z. wiss. Zool. **120**, 281—324 (1923). — WACKER, FR.: Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Hymenopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **4**, 739 (1925). — WARNKE, G.: Experimentelle Untersuchungen über den Geruchssinn von *Geotrupes silv.* Panz und *Geotrupes vern.* Lin. Z. vergl. Physiol. **14**, 121—199 (1931). — WIRTH, W.: Untersuchungen über Reizschwellenwerte von Geruchsstoffen bei Insekten. Biol. Zbl. **48**, 567—576 (1928). — ZANDER, E.: Das Geruchsvermögen der Bienen. Biol. Zbl. **33**, 711—716 (1913). — ZAWARZIN, A.: Histologische Studien über Insekten. Z. wiss. Zool. **100**, 245—286, 447—458 (1912).

BRIGITTE DOSTAL, Erlangen, Universitätsstr. 19,
Zoologisches Institut der Universität

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

LEBENS LAUF

Am 3. Dezember 1932 wurde ich, Brigitte Dostal, Tochter des Regierungssekretärs Bernhard Dostal und seiner Ehefrau Edith, geb. Keil, in Oppeln in Oberschlesien geboren. Unsere Familie gehört der röm.-kath. Kirche an.

Meine Schulausbildung begann im September 1939 mit dem Besuch einer Volksschule in Oppeln. Im Juli 1943 trat ich in die Mädchen-oberrealschule in Oppeln über, die im Oktober 1944 infolge der Kriegsergebnisse geschlossen wurde. Von Februar 1946 bis März 1948 lebte ich im Internat der Missions-Benediktinerinnen in Tutzing am Starnberger See und besuchte die klösterliche Oberrealschule. Seit April 1948 war ich Schülerin der Theresien-Oberrealschule in Ansbach und legte hier im Juni 1951 die Reifeprüfung ab. Vom Wintersemester 1951/52 an bis zum Wintersemester 1956/57 war ich an der Friedrich-Alexander-Universität in Erlangen eingeschrieben und studierte Biologie, Chemie und Geographie.

Brigitte Dostal

